植 物 分 类 与 资 源 学 报　2012, **34** (1): 1~12
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.11105

小檗科的花粉演化

张明英[1,2,3], 陆　露[1,2], 李德铢[1,2], 王　红[1,2]*
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明　650201; 2 中国西南野生生物种质资源库, 云南 昆明　650201; 3 中国科学院研究生院, 北京　100049)

摘要: 以 APG III 定义的基部真双子叶分支 (Basal Eudicots) 中毛茛目 (Ranunculales) 小檗科 (Berberidaceae) 为研究对象, 选取 4 个 DNA 片段 (*rbc*L、*mat*K、*trn*L-F 和 26S rDNA), 利用最大似然法构建分子系统树, 结合已报道的花粉形态数据, 分析了该科 16 个属的花粉形态。选择花粉分散单位、极性、形状、大小、萌发孔数目、萌发孔位置、外萌发孔形状、覆盖层上元素、覆盖层纹饰和外壁厚度共 10 个关键性状, 采用简约法推断了该科花粉的祖征、共衍征和演化式样。研究表明: 单粒、等极、近球形、中等大小是小檗科花粉的祖征。无极、多萌发孔和周面孔是小檗亚科 (Berberidoideae) 的共衍征, 支持其为一个单系。三萌发孔分别为鬼臼亚科 (Podophylloideae)、南天竹亚科 (Nandinoideae) 各自的共衍征; 覆盖层上元素不存在是小檗亚科和南天竹亚科的共衍征, 将它们与鬼臼亚科区分开来, 同时也支持了小檗亚科和南天竹亚科之间的姐妹关系。此外, 对一些属花粉形态的演化意义进行了讨论, 提出一些特殊的花粉性状可以用来定义某些属, 如 *Bongardia* 和兰山草属 (*Ranzania*)。

关键词: 基部真双子叶分支; 小檗科; 分子系统学; 花粉形态; 性状演化
中图分类号: Q 944　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2012)01-001-12

Evolution of Pollen in the Family Berberidaceae

ZHANG Ming-Ying[1,2,3], LU Lu[1,2], LI De-Zhu[1,2], WANG Hong[1,2]*
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 2 *Germplasm Bank of Wild Species*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 3 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: In the APG III, the family Berberidaceae is placed in the Ranunculales within the basal Eudicots. Here, the phylogenetic relationships within Berberidaceae were reconstructed using the Maximum Likelihood method on sequence data from four genomic regions (nuclear ribosomal 26S rDNA and plastid *rbc*L, *mat*K, and *trn*L-F). Based on previously reported phylogenetic tree and pollen observation, the pollen morphologies of 16 genera of this family were investigated. Pollen plesiomorphy, synapomorphy, and evolutionary pattern were revealed by Fitch Parsimony analysis. Ten pollen characters, including dispersal unit, polarity, shape class, size, aperture number, aperture position, ectoaperture shape, supratectal elements, tectum sculpture, and exine thickness, were evaluated to reassess phylogenetic relationships. Tracing pollen character evolution showed that Berberidaceae possessed a series of plesiomorphies, such as the monad pollen unit, isopolarity, spheroidal shape and medium size. Apolarity, multiple apertures and global aperture state were found to be synapomorphies for the Berberidoideae, strongly supporting the monophyly of this subfamily. Triaperture was a synapomorphy for both Podophylloideae and Nandinoideae, respectively. Berberidoideae and Nandinoideae shared the synapomorphy supratectal elements absent, which distinguished them from Podophylloideae, and supported the sister relationship between Berberidoideae and Nandinoideae. Pollen

* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: wanghong@mail.kib.ac.cn
收稿日期: 2011-07-14, 2011-09-30 接受发表
作者简介: 张明英 (1988-) 女, 在读硕士生, 研究方向: 植物系统与进化。E-mail: Zhangmingying@mail.kib.ac.cn

evolutionary significance of some genera was discussed, and several pollen characters were suggested to be used for defining certain genera, such as *Bongardia* and *Ranzania*.

Key words: Basal Eudicots; Berberidaceae; Molecular phylogeny; Pollen morphology; Character evolution

在APG Ⅲ（2009）中，小檗科（Berberidaceae）隶属于基部真双子叶分支（Basal Eudicots）毛茛目（Ranunculales）。自小檗科建立以来，该科已有多个分类系统发表（附录1）。全科17属曾被划分为2~4科，各小科的界定也不尽相同（应俊生，2001）。尽管形态学、细胞学和分子生物学等多种方法广泛用于小檗科的系统学研究，该科内部的系统演化关系仍未完全得到解决。

基于染色体基数的不同，各学者均支持将小檗科划分为3个［不包括南天竹属（*Nandina*）］或4个分支，即 $x=6$、7、8 和 $x=10$（南天竹属）分支（Meacham，1980；Loconte 和 Estes，1989；Kim 和 Jansen，1998；Kim 等，2004）。Wang 等（2009）依据分子序列分析结果，并结合传统分类学观点提出将小檗科划分为3个亚科，即1）鬼臼亚科（Podophylloideae）［$x=6$，包括裸花草属（*Achlys*）、山荷叶属（*Diphylleia*）、八角莲属（*Dysosma*）、足叶草属（*Podophyllum*）、桃儿七属（*Sinopodophyllum*）、*Bongardia*、淫羊藿属（*Epimedium*）、*Vancouveria*、*Jeffersonia*、鲜黄连属（*Plagiorhegma*）］；2）小檗亚科（Berberidoideae）［$x=7$，包括小檗属（*Berberis*）、十大功劳属（*Mahonia*）、兰山草属（*Ranzania*）］；3）南天竹亚科（Nandinoideae）［$x=8/10$，包括红毛七属（*Caulophyllum*）、牡丹草属（*Gymnosperium*）、南天竹属］。至此，小檗科划分为3个分支的系统学框架基本稳定。但是，各分支下的属间关系仍存在问题。

Nickol（1995）根据花序特征相似提出红毛七属是南天竹属的姐妹群，得到了 *rbc*L 序列分析结果的支持，但靴带支持率较低，仅55%（Kim 和 Jansen，1996）。随着研究类群的增加，新的分子系统学研究结果认为红毛七属和鲜黄连属［或鲜黄连属-囊果草属（*Leontice*）分支］互为最近的姐妹群，而南天竹属是它们的姐妹群（Kim 和 Jansen，1998；Kim 等，2004；Wang 等，2007，2009）。同样基于花序特征的研究，Nickol（1995）提出兰山草属与 *Jeffersonia*、足叶草属-山荷叶属、囊果草属-*Bongardia* 构成一个分支，而分子序列分析结果却支持兰山草属是小檗属-十大功劳属的姐妹群（Kim 和 Jansen，1996，1998；Kim 等，2004；Wang 等，2007，2009）。此外，关于鬼臼亚科内的 *Bongardia*、裸花草属的系统位置目前依然存在争议；兰山草属是否是小檗属-十大功劳属的姐妹群有待于进一步验证。同时，传统的分类观点与分子系统学研究结果之间也存在一些冲突，有待进一步研究。

小檗科的花粉形态具有一定的系统分类及演化意义，国内外学者有过一些研究报道（应俊生，1979；Nowicke 和 Skvarla，1979，1981；张金谈和王萍莉，1983；Blackmore 和 Heath，1984；余旭升和刘启宏，1991；Lee 和 Blackmore，1992；郭宝林等，1998；Lee 等，2004；Perveen 和 Qaiser，2010 等）。研究发现小檗属与十大功劳属花粉形态具有较高的一致性，如这2属均具有独特的螺旋状萌发孔，且花粉外壁基层（footlayer）均不存在，提出这2属应该独立成一个科（Nowicke 和 Skvarla，1979，1981）或同为一个自然分类群（张金谈和王萍莉，1983）。郭宝林等（1998）对小檗科花粉演化研究认为，根据外壁纹饰可将淫羊藿属花粉划分为3种基本类型，推测该属植物花粉外壁纹饰的演化趋势为由不规则突起到穴状、穴-网状、再到网状或条-网状。并指出花粉外壁纹饰与其他形态性状的演化基本一致，有重要的分类学价值。

尽管如此，前人的研究所涉及的类群往往不能涵盖整个小檗科，并且将分子系统学研究结果与花粉形态性状相结合来推断小檗科花粉的演化式样，进而研究该科下各属间的系统及演化关系的工作目前未见报道。

本研究基于小檗科分子系统学研究结果（Wang 等，2009），利用4个分子片段（*rbc*L、*mat*K、*trn*L-F 和 26S rDNA），以最大似然法构建该科的系统发育树，结合已报道的花粉形态数据，选择关键花粉性状，进行编码和软件分析，推断花粉演化式样。主要目的是：1）揭示小檗

科花粉多样性；2）确定花粉的祖征（plesiomorphy）和衍征（apomorphy）；3）寻找共衍征（synapomorphy）；4）寻找关键分类性状以探讨科下各类群的系统分类及演化关系。

1　材料和方法

以 Wang 等（2009）关于毛茛目的系统学研究结果为依据，以属为单位选取 23 个代表类群，其中小檗科 16 属（本研究将单种属囊果草属归于牡丹草属），以及 7 个外类群。毛茛科（Ranunculaceae）是小檗科最近的姐妹群（Wang 等，2009），选择花粉特征能够代表该科花粉多样性的 7 个属［侧金盏花属（*Adonis*）、耧斗菜属（*Aquilegia*）、星果草属（*Asteropyrum*）、铁线莲属（*Clematis*）、毛茛属（*Ranunculus*）、唐松草属（*Thalictrum*）和金莲花属（*Trollius*）］作为外类群。利用 4 个分子片段（*rbc*L、*mat*K、*trn*L-F 和 26S rDNA），通过 RAxML 软件进行最大似然法分析，基于 GTRGAMMA 模型进行 1000 次非参数自展分析，构建了小檗科的分子系统树。所研究类群的花粉形态数据均参考前人已发表的孢粉学研究结果，基本信息及所引文献见附录 4。

选取了 10 个关键花粉性状，即：花粉分散单位、极性、形状、大小、萌发孔数目、萌发孔位置、外萌发孔形状、覆盖层上元素、覆盖层纹饰和外壁厚度，进行编码。性状划分依据 Wortley 等（未发表数据），编码方法依据许腊等（2011）（性状分类和编码见附录 2 和附录 3）。利用 Mesquite 软件（Maddison 和 Maddison，2009）进行分析，将系统树和性状编码矩阵导入，利用简约法（Trace：Trace character history：Parsimony ancestral states）进行推断，将花粉性状标注在系统树上，得到各性状的演化图。每一个性状独立进行演化推断，各性状的编码数据不影响其他性状的演化推断。

本文所用孢粉学术语依据 Punt 等（2007）；各类群中文名依据《中国植物志》（应俊生，2001；肖培根等，1979）和《被子植物科属综论》（吴征镒等，2003）。

2　结果

2.1　小檗科分子系统树

利用最大似然法构建的小檗科系统发育树如图 1 所示。小檗科独立成一个单系，靴带支持率为 100%，科下以 91% 和 84% 的支持率分成两个大的分支。其中，染色体基数 $x=6$ 的各属聚为一支，并且在该分支内，鲜黄连属和 *Jeffersonia* 位于最基部，构成姐妹群，*Vancouveria*－淫羊藿属位于次基部，八角莲属－［山荷叶属－（足叶

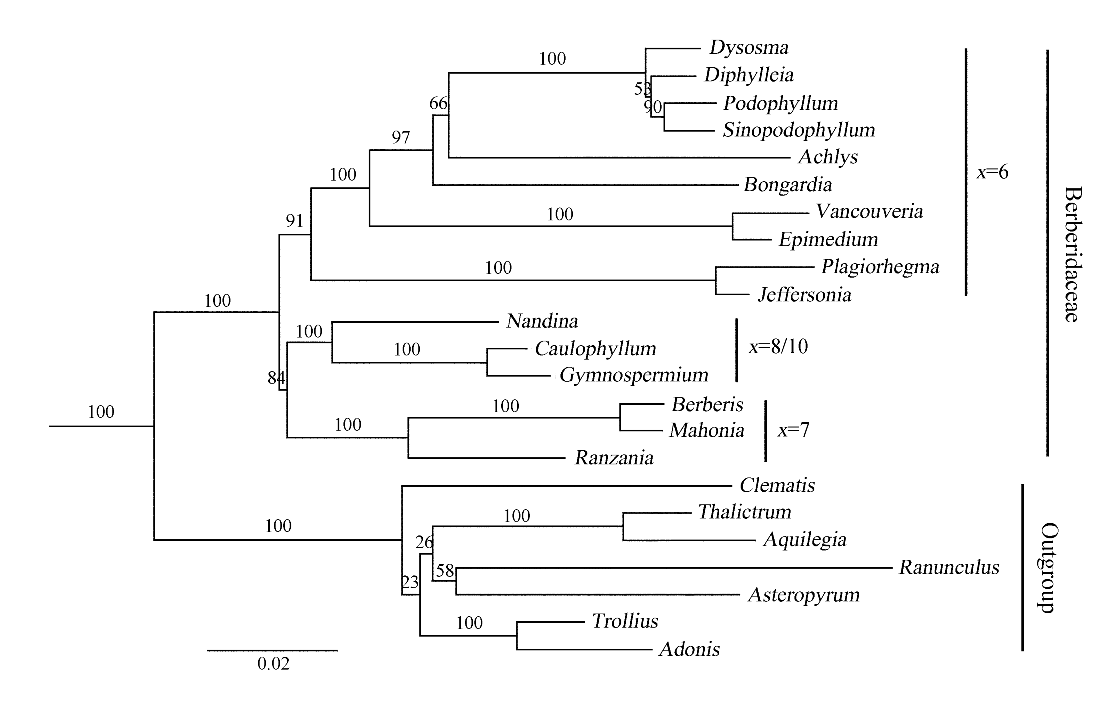


图 1　综合四个分子片段（*rbc*L、*mat*K、*trn*L-F 和核糖体 26S rDNA）利用最大似然法所构建的小檗科最大似然树，分支节点旁边的数字表示靴带支持率

Fig. 1　ML tree of Berberidaceae derived from the combined sequences of *rbc*L, *mat*K, *trn*L-F and 26S rDNA with maximum likelihood, numbers beside branch nodes are bootstrap percentages

草属–桃儿七属)]聚为一支，支持率均为100%；而在另外一个分支下，$x=8/10$ 和 $x=7$ 又各自以100%的支持率构成单系。

2.2 花粉演化式样

在小檗科所选的10个花粉性状中，除萌发孔数目外，均具有明确的祖征。花粉形状、萌发孔数目及覆盖层纹饰有模棱两可的演化节点出现；花粉极性、形状、萌发孔数目、萌发孔位置、覆盖层上元素和覆盖层纹饰等均存在相关类群的共衍征。

花粉分散单位以单粒（monad）为主，单粒是小檗科花粉的祖征。二合体（dyad）为兰山草属的自衍征。四合体（tetrad）演化2次，分别在足叶草属和桃儿七属中，其中足叶草属分散单位具多态，含有祖征状态单粒。花粉极性以等极（isopolar）为祖征，无极（apolar）演化1次，出现在小檗亚科中，是该亚科的共衍征。花粉形状的祖征为近球形（spheroidal，P/E比值为0.88～1.14）（图2）。近长球形（subprolate，P/E比值为1.14～1.33）共演化了8次，其中鬼臼亚科7次，南天竹属中1次。长球形（prolate，P/E比值大于1.33）演化了7次，分别在鬼臼亚科的八角莲属、山荷叶属、*Bongardia*、淫羊藿属、*Jeffersonia* 及南天竹亚科的南天竹属和红毛七属–牡丹草属分支中，是红毛七属–牡丹草属的共衍征。此外，鬼臼亚科花粉形状出现模棱两可的演化节点，近球形是山荷叶属、足叶草属和桃儿七属的共衍征。

该科花粉以中等大小（25～50 μm）为祖征（图3），其中较小花粉（<25 μm）演化2次，分别在足叶草属和淫羊藿属中，对于该性状，此2属均具多态，都保留了祖征状态。较大花粉（>50 μm）共演化7次，分别出现在鬼臼亚科的八角莲属、桃儿七属、*Bongardia* 和南天竹亚科的红毛七属、牡丹草属，以及小檗亚科的小檗属和十大功劳属中。足叶草属、红毛七属、小檗属、十大功劳属也都保留了祖征状态中等大小。

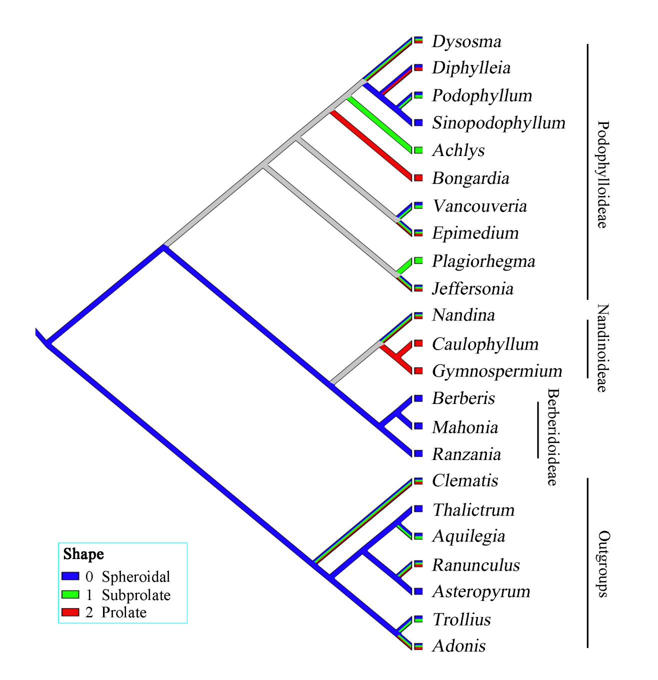


图2 小檗科花粉形状的性状演化。右下角为图例，其中，灰色代表模棱两可的演化路径；数字代表性状编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 2 Inference of evolution of pollen shape in Berberidaceae. Gray lines represent equivocal evolutionary pattern. The coding and its meaning are shown in the legend in the lower-right corner

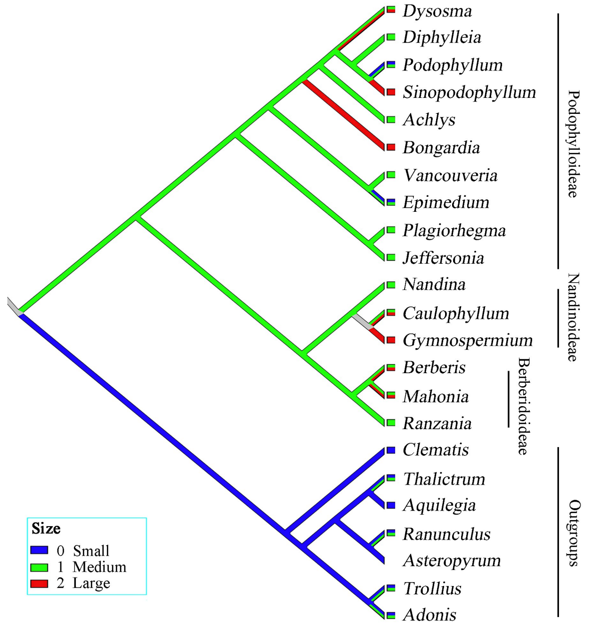


图3 小檗科花粉大小的性状演化。右下角为图例，其中，数字代表性状编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 3 Inference of evolution of pollen size in Berberidaceae. The coding and its meaning are shown in the legend in the lower-right corner

萌发孔数目的祖征不明确（图 4），三萌发孔分别是鬼臼亚科、南天竹亚科各自的共衍征。单萌发孔演化 2 次，分别出现在小檗属和十大功劳属；无萌发孔为兰山草属的自衍征，并且上述 3 属均具多态，多萌发孔是它们的共衍征。花粉萌发孔位置以近赤道分布为祖征（图 5）。周面分布（周面孔）在小檗亚科演化 1 次，为该亚科的共衍征。外萌发孔形状以沟形（colpate）为祖征。螺旋状萌发孔（spiraperture）演化 2 次，分别出现在小檗亚科的小檗属和十大功劳属。合沟（syncolpate）也发生了 2 次演化，亦分别出现在小檗属和十大功劳属中。

覆盖层上元素以颗粒状（gemmate）为祖征（图 6）。刺状（echinate）演化 3 次，分别出现在山荷叶属、足叶草属和淫羊藿属中。皱波状（rugulate）发生了 6 次演化，出现在鬼臼亚科的八角莲属、足叶草属、淫羊藿属和小檗亚科的小檗属、十大功劳属、兰山草属中。条状（striate）演化了 3 次，出现在鬼臼亚科的裸花草属、*Vancouveria* 和鲜黄连属–*Jeffersonia* 中，为鲜黄连属–*Jeffersonia* 的一个共衍征。疣状（verrucate）

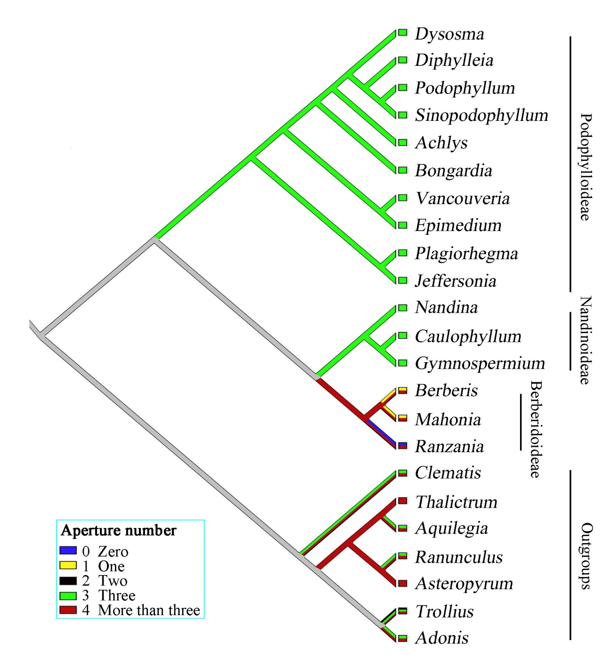


图 4　小檗科花粉萌发孔数目的性状演化。其中灰色表示模棱两可的演化路径；右下角为图例，其中，数字代表性状编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 4　Inference of evolution of pollen aperture number in Berberidaceae. Gray lines represent equivocal evolutionary pattern. The coding and its meaning are shown in the legend in the lower-right corner

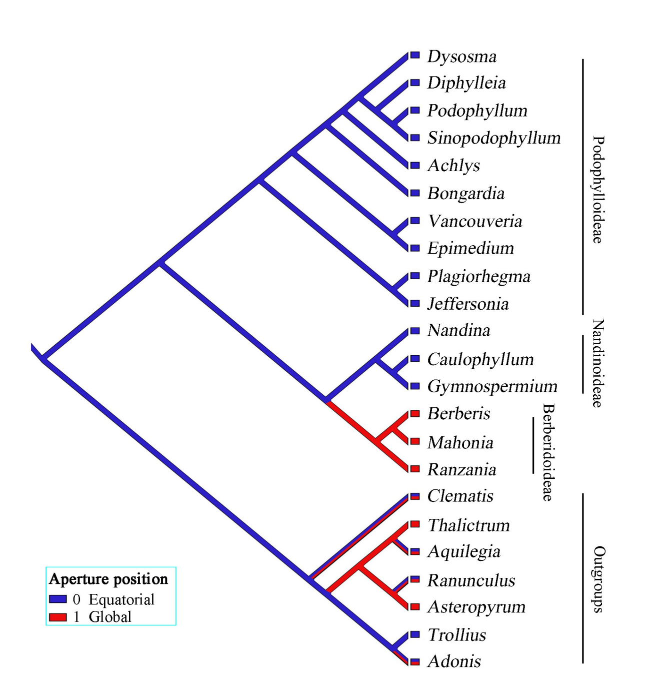


图 5　小檗科花粉萌发孔位置的性状演化。右下角为图例，其中，数字代表性状编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 5　Inference of evolution of pollen aperture position in Berberidaceae. The coding and its meaning are shown in the legend in the lower-right corner

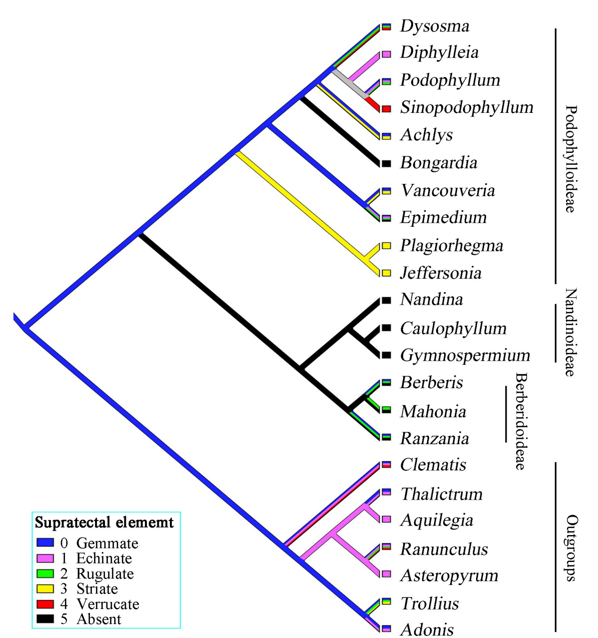


图 6　小檗科花粉覆盖层上元素的性状演化。右下角为图例，其中，数字代表性状编码，英文标注为编码所代表的性状状态

Fig. 6　Inference of evolution of pollen supratectal elements in Berberidaceae. The coding and its meaning are shown in the legend in the lower-right corner

演化2次，分别在八角莲属和桃儿七属中。覆盖层上元素不存在演化了3次，在鬼臼亚科中2次，分别在*Bongardia*和淫羊藿属，另外1次出现在小檗亚科–南天竹亚科分支中，构成这2个亚科的共衍征。花粉覆盖层纹饰以穿孔（perforate）为祖征，条状纹饰（striate）演化4次，在鬼臼亚科的八角莲属、裸花草属、*Vancouveria*及鲜黄连属–*Jeffersonia*分支中各1次，是鲜黄连属–*Jeffersonia*的共衍征。网状纹饰（reticulate）可能演化了9次，鬼臼亚科中4次，南天竹亚科中3次及小檗亚科的小檗属和十大功劳属中各1次。皱波状纹饰（rugulate）可能演化了8次，鬼臼亚科中5次，小檗亚科中3次。条–网状纹饰（striato-reticulate）可能演化了5次，分别出现在鬼臼亚科的八角莲属、足叶草属、*Vancouveria*、淫羊藿属和*Jeffersonia*中。除裸花草属、*Bongardia*、鲜黄连属和牡丹草属外，该科其余各属的花粉外壁纹饰均具多态。

外壁厚度以较薄（1.9~2.9 μm）为祖征。外壁薄（<1.9 μm）演化了4次，其中鬼臼亚科中2次，分别出现在山荷叶属和淫羊藿属，小檗亚科2次，在小檗属和十大功劳属中。较厚（2.9~3.9 μm）在淫羊藿属、红毛七属、牡丹草属及十大功劳属中各演化1次。外壁厚（>3.9 μm）演化3次，分别在淫羊藿属、红毛七属、十大功劳属中。淫羊藿属、红毛七属、小檗属和十大功劳属外壁厚度具多态，都含有外壁较薄这一祖征状态。

3 讨论

3.1 小檗科的花粉形态与系统分类

Loconte和Estes（1989）以形态学上的单心皮为共衍征提出小檗科为一个单系，这一观点得到了分子系统学研究的支持（Kim和Jansen，1996，1998；Kim等，2004；Wang等，2007，2009）。本研究所构建的最大似然树也以100%的靴带支持率支持该科为一个单系。此外，花粉分析结果显示，所选的10个关键花粉性状，除萌发孔数目外，其他各性状均比较一致，都具有明显的祖征。

本研究得出，三萌发孔分别是鬼臼亚科（$x=6$）和南天竹亚科（$x=8/10$）各自的共衍征，而无极、多萌发孔和周面孔为小檗亚科（$x=7$）的共衍征，从而可以将此三个亚科区分开来，支持小檗科划分为三个分支的观点。此外，花粉覆盖层上元素不存在是南天竹亚科和小檗亚科的一个共衍征，支持Wang等（2007，2009）据分子系统学研究结果得出的这2个亚科的姐妹关系。

单种属南天竹属是否应该独立于小檗科之外自成一科是小檗科系统学最具争议的问题之一（Jensen，1973；Meacham，1980；Cronquist，1981）。传统上依据其具有木本生活型、萼片多数轮列、花药纵向开裂、染色体基数为$x=10$等特征，认为该属分化较早，应将其单独作为一个科，或作为小檗科基部的一个亚科处理（Airy-Shaw，1973；Terabayashi，1985a，b；Loconte和Estes，1989）。有研究发现，南天竹属与小檗属-十大功劳属含有相似的苄基异喹啉生物碱（Isobenzylquinolines），指出它们3属之间具有较近的亲缘关系（彭勇等，2006）。本研究得出，南天竹属、红毛七属和牡丹草属具共衍征三萌发孔，与小檗属和十大功劳属所具有的螺旋状萌发孔及合沟不同，因而支持南天竹属与红毛七属和牡丹草属构成一个单系的观点（Kim和Jansen，1996，1998；Kim等，2004；Wang等，2007，2009）。

因具有生活型、形态学、解剖学、细胞学、小孢子发生、化学成分及药用疗效等多方面的相似性，大多数研究结果都支持小檗属与十大功劳属具近缘关系，构成姐妹群（Terabayashi，1985a，b；Meacham，1980；Loconte和Estes，1989；Nickol，1995；吴征镒等，2003；彭勇等，2006），分子系统学研究也支持此观点（Kim和Jansen，1994，1998；Kim等，2004；Wang等，2007，2009）。本研究发现，这2属的花粉形态十分相似，均为无极，近球形、花粉较大，具螺旋状萌发孔及合沟，也支持二者的姐妹关系。

草本的兰山草属在小檗科中的系统位置也存在较多争议。基于染色体基数$x=7$、具敏感雄蕊、花瓣基部具蜜腺等特征，兰山草属与小檗属–十大功劳属被认为具最近的亲缘关系（Meacham，1980；Loconte和Estes，1989）。然而，基于花序形态特征等的研究却认为，兰山草属是*Jeffersonia*–[（山荷叶属-足叶草属）–（囊果草属-*Bongardia*）]的姐妹群（Nickol，1995）。对小孢子发生过程的观察发现连续型小孢子发生（Suc-

cessive microsporogenesis）是兰山草属与小檗属–十大功劳属的可能共衍征（Furness，2008），表明了此 3 属可能为一个单系群。分子系统学研究也得出兰山草属与小檗属–十大功劳属具近缘关系，构成一个单系（Kim 和 Jansen，1998；Kim 等，2004；Wang 等，2007，2009）。花粉分析结果发现，兰山草属与小檗属–十大功劳属花粉具无极、多萌发孔和周面孔 3 个共衍征，因而支持兰山草属与小檗属–十大功劳属是一个单系的观点。

本研究结果得出鬼臼亚科具共衍征三萌发孔，支持该亚科为一个单系，这一结论与前人基于形态、解剖、分子序列分析等的研究结果一致（Loconte 和 Estes，1989；Kim 和 Jansen，1996，1998；Kim 等，2004；Wang 等，2007，2009）。然而该亚科下各属间的系统关系却仍然存在争议。山荷叶属、八角莲属、足叶草属和桃儿七属因具有形态特征、个体发育方式、核型等一系列相似性，被认为是一个单系群（马绍宾和胡志浩，1997）。这一观点得到药用亲缘学、分子系统学等研究的支持（Kim 和 Jansen，1996，1998；Kim 等，2004；彭勇等，2006；Wang 等，2007，2009）。本研究表明，八角莲属花粉形状具多态性，除具有近长球形和长球形外，也含有与山荷叶属–(足叶草属–桃儿七属）相同的近球形花粉，因而支持上述 4 属为一个单系的分类处理。但此 4 属间的关系却争议较大。形态学研究认为，山荷叶属花较小，花药开裂方式、花瓣颜色等与足叶草属、八角莲属和桃儿七属不同（这 3 属在这些性状上较一致），提出后 3 属之间具有较为密切的关系，而与山荷叶属的关系较远（马绍宾和胡志浩，1997）。一些分子系统学研究也支持此观点，认为山荷叶属是八角莲属–(足叶草属–和桃儿七属）的姐妹群（Kim 和 Jansen，1998；Wang 等，2007，2009）。然而，叶绿体 *ndh*F 序列分析认为，足叶草属在该 4 属内分化最早，是其余 3 属的姐妹群（Kim 等，2004）。而从本研究所构建的小檗科系统树可以看出，八角莲属在此 4 属中最早分化出来，构成山荷叶属–(足叶草属–桃儿七属）的姐妹群。此外，本研究花粉分析结果得出，山荷叶属与足叶草属、桃儿七属具共衍征近球形花粉，支持三者构成一个单系。

传统上依据花部形态、果实类型等的相似，认为淫羊藿属、*Vancouveria*、鲜黄连属、*Jeffersonia* 和裸花草属间关系较近（Meacham，1980；Terabayashi，1985b），且其中鲜黄连属与 *Jeffersonia* 因雌蕊形态相似，都具有一个圆柱形的子房、花柱较短、柱头盾状、具侧膜胎座等（Terabayashi，1981）而被认为是一个单系分支；根据共同具有幼嫩花序下垂，顶生花下部具有抑制带及地下茎的苞片具硬化的尖端等特征提出，裸花草属与淫羊藿属–*Vancouveria* 具近缘关系（Nickol，1995）。分子系统学研究结果也很好地支持了 *Jeffersonia*–鲜黄连属、淫羊藿属-*Vancouveria* 各自之间的姐妹关系（Kim 和 Jansen，1998；Kim 等，2004；Wang 等，2007，2009）。然而，关于 *Bongardia* 的系统学位置，各学者观点不一。根据花部形态特征等的研究，有学者指出 *Bongardia* 与裸花草属具近缘姐妹关系（Loconte 和 Estes，1989），*rbc*L 和 *ITS* 序列分析支持 *Bongardia* 是裸花草属-淫羊藿属的姐妹群（Kim 和 Jansen，1996），而 *ndh*F 序列分析结果却支持 *Bongardia* 与淫羊藿属–*Vancouveria* 具近缘关系（Kim 等，2004）。本研究得出，鲜黄连属和 *Jeffersonia* 具共衍征覆盖层具条状纹饰，支持两者的近缘关系，但对于其他各属的系统位置关系，花粉形态还未能提供足够充分的证据支持。

3.2　小檗科花粉多样性与演化

小檗科花粉具有较高的多样性，有多个共衍征出现。其中，无极、多萌发孔和周面孔 3 个共衍征支持了小檗亚科为一个单系；以覆盖层上元素不存在为共衍征将小檗亚科和南天竹亚科与鬼臼亚科区分开来；此外，在鬼臼亚科内，条状、网状等纹饰发生了多次平行演化，为非同源相似性状。

桃儿七属是应俊生（1979）将亚洲的足叶草属植物 *Podophyllum emodi* 从该属中分出而成立的一个新属。同时，依据八角莲属与桃儿七属和足叶草属之间花部特征及花粉分散单位等的变异过程，推测出桃儿七属和足叶草属均是由八角莲属演化而来。然而，马绍宾和胡志浩（1997）综合植物地理学、植物化学、细胞学及形态、解剖学等的研究指出，山荷叶属是较为“原始”的类型，认为其通过两条方向演化：一是保持其

原来的异花授粉演化为足叶草属，另一方向是转向自花授粉，自山荷叶属演化为八角莲属，然后再演化为桃儿七属；桃儿七属与足叶草属不具直接的亲缘关系，它们的相似性只是平行进化的结果。在被子植物花粉演化历程中，花粉分散单位的演化趋势为由单粒到四合花粉再到多合花粉（Walker 和 Dolye，1975），四合花粉只出现于某些演化程度较高的科中，如杜鹃花科（Ericaceae）、萝藦科（Asclepiadaceae）、茜草科（Rubiaceae）、夹竹桃科（Apocynaceae）和兰科（Orchidaceae）等（应俊生，1979）。分子系统学研究表明，桃儿七属与足叶草属在小檗科内分化较晚，构成一个单系姐妹群（Wang 等，2007，2009）。本研究发现，桃儿七属和足叶草属花粉分散单位同时含有四合花粉，因而支持了两者的姐妹关系。同时，桃儿七属和八角莲属的花粉均较大，这一性状可能和它们在繁殖过程中自花授粉是相适应的。而山荷叶属、足叶草属花粉覆盖层上均含有刺状元素，这又与其异花授粉，花粉要通过昆虫进行传播相适应（马绍宾和胡志浩，1997）。

此外，花粉的一些性状，如长球形、较大、覆盖层纹饰网状、无沟膜等可以用来定义 *Bongardia*；而分散单位二合体、无萌发孔这两个自衍征可以用来定义兰山草属。

综上所述，小檗科花粉多样性较高，演化式样清晰，除萌发孔数目外，其余 9 个性状祖征明确。同时本研究发现一些花粉性状存在模棱两可的演化节点，说明该科花粉演化较为复杂。此外，山荷叶属、八角莲属、足叶草属和桃儿七属之间的位置关系仍未得到很好解决，有待于进一步深入研究。

致谢 中国科学院植物研究所王伟博士提供分子序列矩阵；许腊女士、骆洋先生和任宗昕博士对论文修改提出建议；英国爱丁堡皇家植物园的 Alexandra Wortley 博士提供参考文献。

〔参 考 文 献〕

王伏雄，钱南芬，张玉龙等，1995. 中国植物花粉形态［M］. 北京：科学出版社，84—86

何顺志，郭宝林，1997. 贵州产淫羊藿属药用植物花粉形态的扫描电镜观察［J］. 中国中药杂志，**22**（5）：268—270

苏应娟，刘启宏，1994. 湖北产八角莲属植物花粉形态研究［J］. 武汉植物学研究，**12**（3）：217—219

肖培根，王文采，王蜀秀，1979. 毛茛科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**27**：73—591

应俊生，1979. 小檗科八角莲属和桃儿七属新属的研究［J］. 植物分类学报，**17**（1）：15—25

应俊生，2001. 小檗科［A］. 中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**29**：50—309

吴征镒，路安民，汤彦承等，2003. 中国被子植物科属综论［M］. 北京：科学出版社

杨德奎，杨海，陈政，2006. 山东毛茛属植物的花粉形态研究［J］. 山东师范大学学报（自然科学版），**21**（3）：123—125

张金谈，王萍莉，1983. 小檗科 Berberidaceae 花粉形态研究［J］. 植物分类学报，**21**（2）：130—142

周誉，郭允珍，孟宪纾，1990. 唐松草属五种植物的花粉形态研究［J］. 沈阳药学院学报，**7**（4）：274—276

Airy-Shaw HK，1973. *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*［M］. Cambridge：Cambridge University Press

APG III，2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG III［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**161**：105—121

APSA Members，2007. The Australasian Pollen and Spore Atlas V1.0. Australian National University，Canberra［OL］. http://apsa.anu.edu.au/

Blackmore S，Heath GLA，1984. The northwest European pollen flora，30 Berbreidaceae［J］. *Review of Palaeobotany and Palynology*，**42**（1）：7—21

Blackmore S，Stafford P，Persson V，1995. Palynology and systematics of Ranunculiflorae［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**9**［Suppl.］：71—82

Cronquist A，1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*［M］. Cambridge：Cambridge University Press

Clarke GCS，Punt W，Hoen PP，1991. The northwest European pollen flora，51 Ranunculaceae［J］. *Review of Palaeobotany and Palynology*，**69**（6）：117—271

Erdtman G，1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms.*（*An Introduction to PalynologyI*）［M］. Stockholm

Furness CA，2007. Why does some pollen lack aperture? A review of inaperture pollen in eudicots［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**155**（1）：29—48

Furness CA，2008. Successive microsporogenesis in eudicots，with particular reference to Berberidaceae（Ranunculales）［J］. *Plant Systemtic and Evolution*，**273**（3）：211—223

Ghorbani NM，Azizian D，Sheidai M *et al.*，2008. Pollen morphology of some *Adonis* L. species（Ranunculaceae）from Iran［J］. *Iran Journal of Botany*，**14**（2）：165—170

Guan BC，Fu CX，Qiu YX，2010. Genetic structure and breeding system of rare understory herb，*Dysosma versipellis*（Berberidaceae），from temperate deciduous forests in China［J］.

American Journal of Botany, **97** (1): 111—122

Guo BL (郭宝林), Xiao PG (肖培根), He SZ (何顺志), 1998. The pollen exine ornamentation of *Epimedium* and its taxonomic significance [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **20** (2): 220—224

Heidemarie H, Michael H, 1995. The convergent evolution of exine shields in angiosperm pollen [J]. *Grana*, **34** (2): 108—119

Jensen U, 1973. *The Interpretation of Comparative Serological Results* [M]. New York: Academic Press

Kim YD, Jansen RK, 1994. Characterization and phylogenetic distribution of a chloroplast DNA rearrangement in the Berberidaceae [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **193** (1): 107—114

Kim YD, Jansen RK, 1996. Phylogenetic implications of *rbc*L and ITS sequence variation in the Berberidaceae [J]. *Systematic Botany*, **21** (3): 381—396

Kim YD, Jansen RK, 1998. Chloroplast DNA restrition site variation and phylogeny of the Berberidaceae [J]. *American Journal of Botany*, **85** (12): 1766—1778

Kim YD, Kim SH, Kim CH *et al.*, 2004. Phylogeny of Berberidaceae based on sequences of the chloroplast gene *ndh*F [J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, **32** (3): 291—301

Lee S, Blackmore S, 1992. A palynotaxonomic study of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) [J]. *Grana*, **31** (2): 81—100

Lee CH, Lee S, Suh Y *et al.*, 2004. A palynotaxonomic study of Korean *Adonis* (Ranunculaceae) [J]. *Journal of Plant Biology*, **47** (4): 383—390

Liang HR (梁海锐), Yan WM (阎文玫), 1991. Study on the pollen morphology of *Epimedium* in China [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **11** (4): 81—92

Liao L (廖亮), Xu LL (徐玲玲), 1996. A study on pollen morphology of sect. *Ranunculus* from China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **16** (3): 255—261

Loconte H, Estes JR, 1989. Phylogenetic systematics of Berberidaceae and Ranunculales (Magnoliidae) [J]. *Systematic Botany*, **14** (4): 565—579

Ma SB (马绍宾), Hu ZH (胡志浩), 1997. A contribution to the geographical distribution and phylogeny of Podophylloideae (Berberidaceae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **1** (1): 48—56

Maddison W, Maddison D, 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.6. Computer program and documentation distributed by the author [OL]. http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html

Meacham CA, 1980. Phylogeny of the Berberidaceae with an evaluation of classifications [J]. *Systematic Botany*, **5** (2): 149—172

Mitter V, Sharma BD, 1963. Study of Indian pollen grains 2. Ranunculaceae [J]. *Pollen et Spores*, **5** (2): 285—296

Nair PKK, 1965. *Pollen Grains of Western Himalayan Plants* [M]. London: Asia Publishing House

Nickol MG, 1995. Phylogeny and inflorescences of Berberidaceae-a morphological survey [J]. *Plant Systematic and Evolution*, **9** (suppl.): 327—340

Nowicke JW, Skvarla JJ, 1979. Pollen Morphology: The potential influence in higher order systematics [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **66** (4): 633—700

Nowicke JW, Skvarla JJ, 1981. *Pollen morphology and Phylogenetic Relationships of the Berberidaceae* [M]. Smithsonian Contributions to Botany, **50**: 1—83

Peng Y (彭勇), Chen SB (陈四宝), Liu Y (刘勇) *et al.*, 2006. A pharmacophylogenetic study of the Berberidaceae (s. l.) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44** (3): 241—257

Perveen A, Qaiser M, 2006. Pollen flora of Pakistan-L. Ranunculaceae [J]. *Pakistan Journal of Botany*, **38** (3): 499—509

Perveen A, Qaiser M, 2010. Pollen flora of Pakistan-LXV. Berberidaceae [J]. *Pakistan Journal of Botany*, **42** (1): 1—6

Pladat. Palynological database [OL]. http://www.paldat.org/

Punt W, Hoen PP, Blackmore S *et al.*, 2007. Glossary of pollen and spore terminology [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **143** (1-2): 1—81

Robert E, Woodson J, 1928. *Dysosma*: A new genus of Berberidaceae [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **15** (4): 335—340

Tatlidil S, Bicakci A, Malyer H *et al.*, 2005. Pollen morphology of *Thalictrum* L. species (Ranunculaceae) in Turkey [J]. *Pakistan Journal of Botany*, **37** (2): 203—212

Terabayashi S, 1981. Study in the morphology and systematics of Berberidaceae [J]. *Botanical Magazine* (Tokyo), **94** (2): 141—157

Terabayashi S, 1985a. The comparative floral anatomy and systematics of the Berberidaceae. II. Systematic considerations [J]. *Acta Phytotaxnomica Geobotanica*, **36** (1): 1—13

Terabayashi S, 1985b. The comparative floral anatomy and systematics of the Berberidaceae. I. Morphology [J]. *Memoirs of the Faculty of Science*, *Kyoto University*, **10**: 73—90

Walker JW, 1974. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms [J]. *American Journal of Botany*, **61** (10): 1112—1137

Walker JW, Dolye JA, 1975. The base of angiosperm phylogeny: Palynology [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **62** (3): 664—723

Wang WT (王文采), Xie L (谢磊), 2007. A revision of *Clematis* sect. *Tubulosae* (Ranunculaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **45** (4): 425—457

Wang W, Chen ZD, Liu Y *et al.*, 2007. Phylogenetic and biogeographic diversification of Berberidaceae in the Northern Hemisphere [J]. *Systemtic Botany*, **32** (4): 731—742

Wang W, Chen ZD, Ren Y *et al.*, 2009. Phylogeny and classification of Ranunculales: Evidence from four molecular loci and mor-

phological data [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11** (2): 81—110

Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铢) *et al*., 2003. The areal-type of the world family of seed plant [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **25** (3): 245—257

Xu L (许腊), Lu L (陆露), Li DZ (李德铢) *et al*., 2011. Evolution of pollen in the Dipsacales [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **33** (3): 249—259

Yuan Q, Yang QE, 2006. Cytology, palynology, and taxonomy of *Asteropyrum* and four other genera of Ranunculaceae [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **152** (1): 15—26

Yu XS (余旭升), Liu QH (刘启宏), 1991. A study on the pollen morphlogy of *Epimedium* in Hubei province [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **9** (3): 295—299

附录1 小檗科各分类系统

Appendix 1 Different classification systems of Berberidaceae

Airy-shaw (1973)	Meacham (1980)	Terabayashi (1985a, b)	Loconte (1989)	吴征镒等 (2003)	彭勇等 (2006)
Nandinaceae	**Nandinaceae**	**Nandinaceae**	**Nandinoideae**	**Nandinaceae**	**Nandinaceae**
Nandina	*Nandina*	*Nandina*	*Nandina*	*Nandina*	*Nandina*
Berberidaceae	**Berberidaceae**	**Berberidoideae**	**Berberidoideae**	**Leonticaceae**	**Berberidaceae**
Mahonia	*Mahonia*	**Berberideae**	**Leonticeae**	*Caulophyllum*	*Berberis*
Berberis	*Berberis*	*Mahonia*	*Caulophyllum*	*Leontice*	*Mahonia*
Epimedium	*Ranzania*	*Berberis*	*Leontice*	*Gymnospermium*	**Podophyllaceae**
Vancouveria	*Caulophyllum*	**Ranzanieae**	*Gymnospermium*	**Berberidaceae**	**Podophylleae**
Leonticaceae	*Lenotice*	*Ranzania*	**Berberideae**	*Ranzania*	*Podophyllum*
Caulophyllum	*Gymnospermium*	**Epimedieae**	**Berberidineae**	*Mahonia*	*Sinopodophyllum*
Leontice	*Bongardia*	**Epimediinae**	*Mahonia*	*Berberis*	*Dysosma*
Gymnospermium	*Epimedium*	*Epimedium*	*Berberis*	**Podophyllaceae**	*Diphylleia*
Bongardia	*Vancouveria*	*Vancouveria*	*Ranzania*	**Epimedioideae**	**Epimedieae**
Podophyllaceae	*Jeffersonia*	*Jeffersonia*	**Epimediineae**	*Epimedieae*	*Epimedium*
Ranzania	*Plagiorhegma*	*Plagiorhegma*	*Epimedium*	*Epimedium*	*Vancouveria*
Jeffersonia	*Achlys*	*Achlys*	*Vancouveria*	*Vancouveria*	*Achlys*
Plagiorhegma	*Podophyllum*	**Leonticinae**	*Jeffersonia*	*Plagiorhegma*	*Jeffersonia*
Achlys	*Dysosma*	*Caulophyllum*	*Plagiorhegma*	**Achlydeae**	(*Plagiorhegma*)
Podophyllum	*Diphylleia*	*Leontice*	*Achlys*	*Achlys*	*Ranzania*
Dysosma		*Gymnospermium*	*Bongardia*	**Bongardieae**	**Leonticaceae**
Diphylleia		*Bongardia*	*Podophyllum*	*Bongardia*	*Gymnospermium*
		Podophylleae	*Dysosma*	**Podophylloideae**	*Leontice*
		Podophyllum	*Sinopodophyllum*	*Diphylleia*	*Caulophyllum*
		Dysosma	*Diphylleia*	*Podophyllum*	*Bongardia*
		Diphylleia		*Dysosma*	
				Sinopodophyllum	

附录 2　花粉性状和性状编码方式

Appendix 2　Characters examined and their coding

花粉性状 Pollen characters	性状状态 Character states
1、分散单位 Dispersal unit	0 单粒（monad）；1 二合体（dyad）；2 四合体（tetrad）
2、极性 Polarity	0 等极（isopolar）；1 无极（apolar）
3、形状 Shape class	0 近球形（spheroidal，0.88<P/E≤1.14）；1 近长球形（subprolate，1.14<P/E≤1.33）；2 长球形（prolate，P/E>1.33）
4、大小 Size	0 较小（small，长轴<25μm）；1 中等大小（medium，25μm≤长轴 50μm）；2 较大（large，长轴≥50μm）
5、萌发孔数目 Aperture number	0 无萌发孔（zero）；1 单萌发孔（one）；2 双萌发孔（two）；3 三萌发孔（three）；4 多萌发孔（multiple）
6、萌发孔位置 Aperture position	0 近赤道分布（equatorial）；1 周面分布（global）
7、外萌发孔形状 Ectoaperture shape	0 沟（colpate）；1 孔（porate）；2 螺旋沟（spiraperture）；3 合沟（syncolpate）
8、覆盖层上元素 Supratectal elements	0 颗粒状（gemmate）；1 刺状（echinate）；2 皱波状（rugulate）；3 条状（striate）；4 疣状（verrucate）；5 不存在（absent）
9、覆盖层纹饰 Tectum sculpture	0 穴（foveolate）；1 穿孔（perforate）；2 无穿孔（imperforate）；3 条状（striate）；4 条-网状（striato-reticulate）；5 网状（reticulate）；6 皱波状（rugulate）
10、外壁厚度 Exine thickness	0 薄（≥1.9）；1 较薄（1.9<H≤2.9）；2 较厚（2.9<H≤3.9）；3 厚（H>3.9）

附录 3　性状编码矩阵，性状名称及编码规则见附录 2

Appendix 3　Matrix of pollen morphological characters；character names and coding rules see appendix 2

属 Genus	性状编码 Characters coding									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Achlys	0	0	1	1	3	0	0	(03)	3	?
Berberis	0	1	0	(12)	(14)	1	(023)	(025)	(0156)	(01)
Bongardia	0	0	2	2	3	0	0	5	5	?
Caulophyllum	0	0	2	(12)	3	0	0	5	(15)	(123)
Diphylleia	0	0	(02)	1	3	0	0	1	(16)	0
Dysosma	0	0	(012)	(12)	3	0	0	(024)	(13456)	1
Epimedium	0	0	(012)	(01)	3	0	(0)	(0125)	(01456)	(0123)
Gymnospermium	0	0	2	2	3	0	0	5	5	2
Jeffersonia	0	0	(012)	1	3	0	0	3	(34)	1
Mahonia	0	1	0	(12)	(14)	1	(023)	(25)	(156)	(0123)
Nandina	0	0	(012)	1	3	0	0	5	(15)	1
Plagiorhegma	0	0	1	1	3	0	0	3	3	?
Podophyllum	(02)	0	(01)	(01)	3	0	0	(012)	(01456)	?
Ranzania	1	1	0	1	(04)	1	0	(025)	(16)	?
Sinopodophyllum	2	0	0	2	3	0	0	4	?	1
Vancouveria	0	0	(01)	1	3	0	0	(03)	(34)	?
Adonis	0	0	(012)	(01)	(34)	(01)	(0)	(01)	(01)	(012)
Aquilegia	0	0	(01)	0	(34)	(01)	(0)	1	1	1
Asteropyrum	0	1	0	?	4	1	(01)	1	2	?
Clematis	0	(01)	(012)	0	(34)	(01)	(013)	(014)	(12)	(01)
Ranunculus	0	0	(012)	(01)	(34)	(01)	(01)	(0124)	(16)	(012)
Thalictrum	0	1	0	(01)	4	1	1	(01)	1	0
Trollius	0	0	(01)	(01)	(234)	0	0	(023)	(0136)	0

附录 4　代表类群信息及引用的花粉文献。各属的生活型和分布区信息引自《中国植物志》第 27、29 卷，eFloras 等

Appendix 4　Representatives genera in Berberidaceae, Ranunculaceae and their pollen literatures. Information of life forms and distributions of the genera come from Flora Reipublicae Popularis Sinicae vol. 27, 29, eFloras and so on

科 Family	属 Genus	生活型 Life form	分布 Distribution	花粉数据所引文献 Literatures
小檗科 Berberidaceae	裸花草属 *Achlys*	多年生草本	东亚北美西部	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981; Blackmore, 1995
	小檗属 *Berberis*	落叶或常绿灌木	北温带、热带非洲山区、南美洲	Erdtman, 1952; 张金谈和王萍莉, 1983; Nowicke 和 Skvarla, 1979; Nowicke 和 Skvarla, 1981; Blackmore 和 Heath, 1984; 王伏雄等, 1995; Perveen 和 Qaiser, 2010; APSA, 2007
	Bongardia	草本	北非至欧洲、中亚和中东	Nowicke 和 Skvarla, 1981
	红毛七属 *Caulophyllum*	多年生草本	东亚、北美东部	Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983
	山荷叶属 *Diphylleia*	多年生草本	东亚、北美东部	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983
	鬼臼属 *Dysosma*	多年生草本	中国特有	Robert 和 Woodson, 1928; 应俊生, 1979; Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983; 苏应娟和刘启宏, 1994; Guan 等, 2010
	淫羊藿属 *Epimedium*	多年生草本	北非、欧洲、东南亚	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983; Blackmore 和 Heath, 1984; 余旭升和刘启宏, 1991; 梁海锐和阎文玫, 1991; 何顺志和郭宝林, 1997; 郭宝林等, 1998; Perveen 和 Qaiser, 2010; Paldat
	牡丹草属 *Gymnospermium*	多年生草本	北温带	张金谈和王萍莉, 1983
	Jeffersonia	多年生草本	东亚、美国	Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983
	十大功劳属 *Mahonia*	常绿灌木或小乔木	东亚、东南亚、北美、中美及南美西部	Nowicke 和 Skvarla, 1979; Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983; Blackmore 和 Heath, 1984; Heidemarie 和 Michael, 1995; Paldat
	南天竹属 *Nandina*	常绿灌木	中国、日本	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981; 张金谈和王萍莉, 1983; Paldat
	鲜黄连属 *Plagiorhegma*	多年生草本	中国、朝鲜及俄罗斯	Nowicke 和 Skvarla, 1981
	足叶草属 *Podophyllum*	多年生草本	亚洲东部、北美	Robert 和 Woodson, 1928; Erdtman, 1952; 应俊生, 1979; 张金谈和王萍莉, 1983; Nowicke 和 Skvarla, 1981; Paldat; 王伏雄等, 1995
	兰山草属 *Ranzania*	多年生草本	日本	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981; Blackmore, 1995; Furness, 2007
	桃儿七属 *Sinopodophyllum*	多年生草本	东亚特有	应俊生, 1979; 张金谈和王萍莉, 1983
	Vancouveria	多年生草本	北美西北部	Erdtman, 1952; Nowicke 和 Skvarla, 1981
毛茛科 Ranunculaceae（外类群）	侧金盏花属 *Adonis*	多年或一年生草本	亚洲、欧洲	Mitter 和 Sharma, 1963; Nair, 1965; Nowicke 和 Skvarla, 1979; Lee 等, 2004; Perveen 和 Qaiser, 2006; Ghorbani 等, 2008; Paldat
	耧斗菜属 *Aquilegia*	多年生草本	北温带	Clarke 等, 1991; Perveen 和 Qaiser, 2006
	星果草属 *Asteropyrum*	多年生小草本	主要分布于中国，不丹、缅甸北部也有分布	Yuan 和 Yang, 2006
	铁线莲属 *Clematis*	多年生木/草质藤本或草本	全世界广布	Mitter 和 Sharma, 1963; Nowicke 和 Skvarla, 1979; Nowicke 和 Skvarla, 1981; Clarke 等, 1991; Perveen 和 Qaiser, 2006; 王文采和谢磊, 2007; APSA, 2007
	毛茛属 *Ranunculus*	多年生或一年生草本	除南极洲外，各大洲广布，主要在北温带	Nowicke 和 Skvarla, 1981; 廖亮和徐玲玲, 1996; 杨德奎等, 2006; Perveen 和 Qaiesr, 2006; Paldat
	唐松草属 *Thalictrum*	多年生草本	全世界分布，主要在温带	周誉等, 1990; Tatlidil 等, 2005; Perveen 和 Qaiser, 2006; Paldat
	金莲花属 *Trollius*	多年生草本	北半球温带及寒温带	Mitter 和 Sharma, 1963; Lee 和 Blackmore, 1992; Perveen 和 Qaiser, 2006; Paldat